中国生态农业学报 2016 年 10 月 第 24 卷 第 10 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Oct. 2016, 24(10): 1347−1355

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.160130

不同基因型水稻苗期氮营养特性差异及综合评价*

陈 晨 龚海青 张敬智 徐寓军 郜红建**

(安徽农业大学资源与环境学院 合肥 230036)

摘 要 氮肥过量施用，不仅造成氮肥大量流失，还增加了农业生产成本，对生态环境带来了巨大的威胁。筛选氮高效基因型水稻品种是提高氮素利用效率、降低环境污染的有效途径。本文利用营养液培养方法，研究了 55 个水稻品种(系)在相同供氮水平(40 mg·L^{-1})、不同供氮形态(NH_4^+-N 和 NO_3^--N)条件下苗期吸收与积累氮素的差异。并采用隶属函数法将评价指标进行标准化，基于氮效率综合值，运用分层聚类热图分析，进行 55 个水稻品种氮效率类型的划分，为氮高效水稻品种的筛选提供依据。在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养下，不同水稻品种的整株生物量、茎叶生物量、根系生物量、根系氮含量、茎叶氮累积量差异性显著，变异系数分别在 0.69~0.80 和 0.57~0.74 之间。通过因子分析发现，在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养条件下的主成分情况相同，第 1 主成分由整株生物量、茎叶生物量、根系生物量、整株氮累积量、茎叶氮累积量、根系氮累积量决定，主要为反映植株的生物量及氮素累积量指标；第 2 主成分由不同器官的氮含量决定。综合水稻苗期氮素吸收累积变异特征及因子分析，将整株生物量、茎叶生物量、根系生物量、茎叶氮累积量作为水稻苗期氮高效综合评价指标。根据隶属函数法计算出的氮效率综合值和采用欧氏距离平方拟合的分层聚类热图，55 个供试水稻品种可分为氮高效型、氮中效型、氮低效型 3 大类，分别占供试品种总数的 10.91%、27.27%、61.82%。在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 供应条件下，初步确定‘广两优 3905’、‘甬优 9 号’、‘中籼 2503’、‘Ⅱ优 602’、‘两优 766’和‘深两优 1813’为氮高效型品种。

关键词 水稻品系 苗期 氮素形态 氮效率 聚类分析
中图分类号: S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2016)10-1347-09

Evaluation of nitrogen nutrition characteristics of different rice cultivars at seedling stage*

CHEN Chen, GONG Haiqing, ZHANG Jingzhi, XU Yujun, GAO Hongjian**

(School of Resources and Environment, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China)

Abstract Excessive application of nitrogen (N) fertilizers leads to nitrogen loss and increases the cost of agricultural production. Screening rice cultivars with high N efficiency is an effective approach to improving N use efficiency and reducing environmental pollution. In this paper, hydroponic experiments were conducted to examine the differences in N absorption and accumulation of 55 rice cultivars (lines) at seedling stage. The experiments used the same N dose of 40 mg·L^{-1} in the form of both NH_4^+-N and NO_3^--N and the evaluation indices standardized using subordinate function of interval [0, 1]. The 55 rice cultivars (lines) were classified based on N use efficiency and hierarchical cluster analysis. There were significant differences in aboveground biomass, including whole plant stem, leaf and root, as well as N content in roots, stems and leaves of the rice cultivars (lines) between treated with NH_4^+-N and NO_3^--N (P < 0.05). Also the ranges of coefficients of variation were

* 国家自然科学基金项目(31328020)和国家科技支撑计划项目(2013BAD07B08, 2012BAD04B09)资助
** 通讯作者: 郜红建，主要从事植物营养与施肥研究。E-mail: gaohongjian2@163.com
陈晨，主要从事植物养分高效吸收方面的研究。E-mail: chenchenahau@163.com
收稿日期: 2016−02−02 接受日期: 2016−04−27

* Supported by the National Natural Science Foundation of China (31328020) and the National Key Technology R & D Program of China (2013BAD07B08, 2012BAD04B09)
** Corresponding author, E-mail: gaohongjian2@163.com
Received Feb. 2, 2016; accepted Apr. 27, 2016

0.69–0.80 and 0.57–0.74, respectively, for NH_4^+-N and NO_3^--N treatments. Factor analysis showed that the principal components of the NH_4^+-N and NO_3^--N treatments were the same. The first principal component was mainly reflected biomass indices and N accumulation, determined using the whole plant, stem, leaf and root biomass, as well as accumulated N in the whole plant, stem and leaf and root. The second principal component was determined using N content. By combining variation characteristics and factor analysis of N uptake and accumulation in rice, the whole plant biomass, stem and leaf biomass, root biomass, stem and leaf N accumulation were used as indices to evaluate high N use efficiency potentials of rice cultivars (lines) at seedling stage. Calculation of the comprehensive values of N use efficiency, based on the membership function method and fitted hierarchical clustering chart of squared Euclidean distance, showed that the 55 rice cultivars (lines) grouped into three categories — high, medium and low N use efficiencies. Rice cultivars (lines) with high, medium and low N use efficiencies with NH_4^+-N and NO_3^--N treatments accounted for 10.91%, 27.27% and 61.82% of the total rice cultivars (lines), respectively. The whole plant biomass, stem and leaf biomass, root biomass, stem and leaf N accumulation could be used as indices to evaluate the N use efficiency potentials of rice cultivars (lines) at seedling stage. 'Guangliangyou 3905', 'Yongyou 9', 'Zhongxian 2503', 'Ⅱ you 602', 'Liangyou 766' and 'Shenliangyou 1813' rice cultivars had high N use efficiency under both NH_4^+-N and NO_3^--N treatments.

Keywords Rice cultivar (line); Seedling stage; Nitrogen form; Nitrogen use efficiency; Hierarchical cluster analysis

氮是水稻(*Oryza sativa*)产量形成最敏感的元素，施氮是影响水稻氮素吸收的重要栽培措施[1–2]。水稻作为我国主要粮食作物，对氮素的利用效率并不高[3]。据国际肥料学会统计，2000—2009 年 10 年间，全球的氮肥施用增加量主要来源于中国和印度，而我国氮肥利用率不到 30%，远低于国际平均水平[4–5]。我国水稻的增产很大程度上依赖于增施氮肥，过量施用氮肥造成氮利用率下降、经济效益低下、环境污染等问题[6–7]。挖掘水稻耐低氮相关基因，培育氮高效水稻新品种，是提高氮素利用率、降低氮肥施用量的有效途径。

不同基因型水稻品种对氮素的吸收利用存在一定的差异[8]，但其影响机理极其复杂，通常从形态学(如根系数量、根表面积等)、生理生化指标(如光合速率、氮同化酶活性等)上进行研究。在氮素吸收方面，水稻氮素吸收与其根系形态关系极为密切，水稻高效氮素的吸收可通过发育良好的根系形态来提高根系对氮素的吸收和利用能力，从而提高地上部氮素含量和氮素积累量[9–11]。植物氮素的利用集中在 NO_3^- 的还原和 NH_4^+ 的同化上，硝酸还原酶是硝酸盐还原为亚硝酸的重要代谢酶，不同基因型水稻硝酸还原酶活力差异显著，氮高效基因型水稻品种硝酸还原酶活性更高，转变为氨基酸的能力更强，可促进水稻对 NH_4^+ 和 NO_3^- 的同化利用，从而增加氮素在水稻的吸收利用[12–13]。当前研究多关注不同氮水平下不同水稻品种对氮素的吸收、累积和利用特征[14–16]，而对于不同氮形态条件下不同基因型水稻的吸收、利用特征虽有一些研究[17–18]，但究其机理尚不明晰，有待于进一步加强。因此，研究供氮形态对不同基因型水稻氮素吸收累积差异及其影响机理，筛选氮高效基因型水稻品种，对于提高水稻的氮素利用效率具有重要意义。

本文采用营养液培养方法，研究了 55 个水稻品种在正常供氮水平、不同供氮形态(NH_4^+-N 和 NO_3^--N)条件下苗期植株生物量、氮含量和氮素累积量等营养指标，计算氮效率综合值，通过分层聚类热图分析，将不同基因型氮效率水稻品种划分为高、中和低氮效率类型，为氮高效水稻品种的筛选提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与设计

长江中下游地区主推的 55 个水稻品种/系(编号 1~55)分别由湖南省水稻研究所、安徽农业大学、安徽省农业科学院和南京农业大学提供(表 1)。

选择饱满一致水稻种子，用 10%的双氧水消毒 30 min 后，自来水冲洗 2~3 遍，再用蒸馏水清洗干净，放入底部垫有浸润滤纸的发芽盒。水稻种子置于 28 ℃恒温培养箱中避光催芽，待出现胚芽鞘后，移至安科发芽纸上培养。将发芽种子沿宽边均匀放置在发芽纸(规格 38#: 25.4 cm×38.1 cm)上，卷成圆筒状后用亚克力支撑架固定，垂直放入蒸馏水中，光照培养 2 d 后，依次在国际水稻研究所 1/4 和 1/2 倍标准浓度的水稻专用营养液中分别培养 4 d，1 倍标准浓度的水稻专用营养液中培养 7 d 后，用蒸馏水冲洗水稻根系后，移入相同氮浓度(40 $mg\cdot L^{-1}$)的 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 营养液中培养 10 d。国际水稻研究所水稻专用营养液的组成为($mg\cdot L^{-1}$): NH_4NO_3 114.3, $NaH_2PO_4\cdot 2H_2O$ 46.8, K_2SO_4 174, $MgSO_4\cdot 7H_2O$ 393.6, $CaCl_2$ 111, $MnCl_2\cdot 4H_2O$ 1.98, $(NH_4)_6Mo_7O_{24}\cdot 4H_2O$ 0.124, H_3BO_3 0.62, $ZnSO_4\cdot 7H_2O$ 0.057 4, $CuSO_4\cdot$

表 1　供试水稻品种(系)及编号
Table 1　Tested rice cultivars (lines) and their numbers

编号 Number	品种 Cultivar (line)	编号 Number	品种 Cultivar (line)	编号 Number	品种 Cultivar (line)
1	农香 25 Nongxiang 25	20	镇 16 Zhen 16	39	新两优 343 Xinliangyou 343
2	玉针香 Yuzhenxiang	21	WJ93	40	Y 两优 2 号 Yliangyou 2
3	株两优 819 Zhuliangyou 819	22	镇 15 号 Zhen 15	41	广两优 3905 Guangliangyou 3905
4	湘晚 17 号 Xiangwan 17	23	WJ46	42	甬优 9 号 Yongyou 9
5	黄华占 Huanghuazhan	24	镇稻 14 号 Zhendao 14	43	晚稻 119 Wandao 119
6	陆两优 996 Luliangyou 996	25	宁粳 1 号 Ningjing 1	44	苏稻 5 号 Sudao 5
7	湘晚籼 12 号 Xiangwanxian 12	26	WJ109	45	中籼 2503 Zhongxian 2503
8	丰两优 Fengliangyou	27	WO32	46	两优 766 Liangyou 766
9	湘早籼 32 号 Xiangzaoxian 32	28	镇 9424 Zhen 9424	47	新两优 223 Xinliangyou 223
10	湘早籼 45 号 Xiangzaoxian 45	29	镇 18 Zhen 18	48	Ⅱ优 602 Ⅱ you 602
11	丰源优 299 Fengyuanyou 299	30	镇稻 19 号 Zhendao 19	49	新两优 106 Xinliangyou 106
12	C 两优 608 Cliangyou 608	31	宁粳 3 号 Ningjing 3	50	航香 18 Hangxiang 18
13	丰源优 2997 Fengyuanyou 2997	32	WJ104	51	春优 84 Chunyou 84
14	湘早籼 24 号 Xiangzaoxian 24	33	镇稻 10 号 Zhendao 10	52	徽两优 6 号 Huiliangyou 6
15	湘早籼 6 号 Xiangzaoxian 6	34	镇稻 88 号 Zhendao 88	53	新两优香 42 Xinliangyouxiang 42
16	隆香优 130 Longxiangyou 130	35	武运 23 Wuyun 23	54	两优 8106 Liangyou 8106
17	湘早籼 42 号 Xiangzaoxian 42	36	WJ112	55	深两优 1813 Shenliangyou 1813
18	湘晚籼 22 号 Xiangwanxian 22	37	镇 11 号 Zhen 11		
19	陆两优 996 Luliangyou 996	38	Y 两优 646 Yliangyou 646		

$5H_2O$ 0.1, $FeSO_4·7H_2O$ 19.5，柠檬酸 30[19]。

含 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 的营养液分别用$(NH_4)_2SO_4$和 KNO_3 替换 NH_4NO_3，含 NH_4^+-N 营养液中加入 5.89 mg·L^{-1} 的双氰胺($C_2H_4N_4$)以抑制可能发生的硝化作用，同时设置只加入 5.89 mg·L^{-1} 的双氰胺($C_2H_4N_4$)不含 NH_4^+-N 的营养液为对照。培养液每 2 d 更换一次，pH 用 1 mol·L^{-1} HCl 或 1 mol·L^{-1} NaOH 调节至 5.5±0.1。试验分为 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 两个处理，每个处理 3 个重复，每个重复 5 株水稻幼苗。

1.2　测定项目

水稻培养至 6 叶期时，分别收获植株的茎叶和根部样品。部分茎叶和根部样品于 105 ℃下杀青 30 min 后，置 75 ℃下烘干至恒重，称量茎叶生物量(shoot biomass, SB)与根部生物量(root biomass, RB)，计算整株生物量(whole plant biomass, WPB)、氮含量(whole plant nitrogen content, WPNC)、氮累积量(whole plant nitrogen accumulation, WPNA)。水稻茎叶和根部样品经 H_2SO_4-H_2O_2 消煮，凯式定氮法测定茎叶氮含量(shoot nitrogen content, SNC)、根部氮含量(root nitrogen content, RNC)。茎叶氮累积量(shoot nitrogen accumulation, SNA)、根部氮累积量(root nitrogen accumulation, RNA)和整株氮累积量分别为茎叶、根部、整株干重与其氮含量之积。

1.3　氮效率综合值计算方法

采用隶属函数法综合分析氮效率综合值[20−21]。用隶属函数法将水稻氮高效评价指标扩展为闭区间[0，1]上进行综合评价。公式为：$Y_{ij}=(X_{ij}-X_{j\min})/(X_{j\max}-X_{j\min})$；式中 Y_{ij} 表示第 i 品种第 j 评价指标的氮高效隶属函数值，X_{ij} 表示第 i 品种第 j 评价指标的测定值，$X_{j\min}$ 表示所有品种第 j 评价指标的最小值，$X_{j\max}$ 表示所有品种第 j 评价指标的最大值，i 表示某个品种，j 表示某项评价指标。权重采用客观赋权法计算，公式为：$E_j=C_j/\Sigma C_j$；式中，E_j 表示 j 评价指标的权重，C_j 表示第 j 评价指标的变异系数。氮效率综合值 $P=[\Sigma(Y_{ij}\times E_j)]/5$。

1.4　数据分析方法

数据采用 Microsoft Excel 2007 和 SPSS 19.0、Heaml 1.0 heatmap illustrator 软件进行分析，根据隶属函数法计算氮效率综合值，采用欧氏距离平方(Squared Euclidean distance)拟合聚类进行热图分析(hierarchical heatmap)，通过颜色的梯度及相似程度来反映不同品种间的相似性和差异性。

2　结果与分析

2.1　不同氮素培养下水稻苗期各性状变异特征

变异系数可以衡量品种间各性状的变异程度，变异系数越大，表明品种间氮素吸收累积差异越明

显。NH_4^+-N 和 NO_3^--N 供应条件下，水稻各性状指标均表现出一定的变异性，变异系数变幅相差较大(表 2)。在 NH_4^+-N 培养条件下，水稻性状指标变异系数范围为 0.36~0.80，其中茎叶氮含量变异系数最小，为 0.36，根系氮含量变异系数最大，为 0.80。在 NO_3^--N 培养条件下，水稻性状指标变异系数范围为 0.33~0.74，其中根系氮累积量变异系数最小，为 0.33，茎叶生物量、根系生物量、根系氮含量变异系数最大，皆为 0.74。在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养条件下，整株生物量、茎叶生物量、根生物量、根系氮含量变异系数均大于 0.70，说明这些性状指标能较好展现水稻品种间差异性；整株氮含量、茎叶氮含量、整株氮累积量、茎叶氮累积量、根系氮累积量变异系数在 0.70 以下。此外，根系氮含量、整株氮累积量、茎叶氮累积量、根系氮累积量在 NH_4^+-N 下的变异系数均大于在 NO_3^--N 培养条件下，表明不同水稻品种在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养下的表现型不同，这可能与水稻在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养下氮素吸收利用的机理不同有关。水稻在 NH_4^+-N 供应条件下各营养参数数值(除根系生物量外)均大于其在 NO_3^--N 供应条件下的营养参数数值，其中整株生物量、茎叶生物量、整株氮含量、茎叶氮含量、整株氮累积量、茎叶氮累积量、根系氮累积量达显著差异水平(P<0.05)，茎叶生物量、整株氮含量、茎叶氮含量、整株氮累积量、茎叶氮累积量和根系氮累积量达极显著差异水平(P<0.01)。

表 2 水稻营养性状在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养下变化特征

Table 2 Variation characteristics of nutritive traits of rice under different nitrogen conditions

营养性状 Nutritive trait	NH_4^+-N			NO_3^--N		
	变幅 Range	均值 Average	变异系数 CV	变幅 Range	均值 Average	变异系数 CV
整株生物量 Whole plant biomass (mg·plant^{-1})	11.31~150.77	54.77±40.22aA	0.73	11.73~141.27	50.83±37.22bA	0.73
茎叶生物量 Shoot biomass (mg·plant^{-1})	8.04~101.18	38.27±28.43aA	0.74	8.15~98.25	33.69±24.92bB	0.74
根系生物量 Root biomass (mg·plant^{-1})	3.29~52.88	16.51±12.24aA	0.74	3.55~46.64	17.14±12.65aA	0.74
整株氮含量 Whole plant N content (%)	1.96~9.46	4.22±1.84aA	0.44	1.49~8.13	3.50±2.15bB	0.61
茎叶氮含量 Shoot N content (%)	1.39~9.71	4.42±1.59aA	0.36	1.35~8.66	3.52±2.02bB	0.57
根系氮含量 Root N content (%)	1.32~15.04	3.75±3.01aA	0.80	0.95~8.77	3.46±2.56aA	0.74
整株氮累积量 Whole plant N accumulation (mg·plant^{-1})	0.35~4.78	1.91±1.16aA	0.61	0.47~3.13	1.24±0.59bB	0.47
茎叶氮累积量 Shoot N accumulation (mg·plant^{-1})	0.15~4.16	1.51±1.05aA	0.69	0.26~2.72	0.88±0.50bB	0.57
根系氮累积量 Root N accumulation (mg·plant^{-1})	0.13~0.78	0.40±0.15aA	0.37	0.20~0.65	0.36±0.12bB	0.33

不同大小写字母分别代表在 0.01 和 0.05 水平上差异显著。Different capital and small letters indicate that there are significant differences among cultivars (lines) at 0.01 and 0.05 levels, respectively.

2.2 不同氮素培养条件下水稻品种苗期营养性状的因子分析

对 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 供应条件下水稻苗期的 9 个营养参数进行因子分析，计算出特征值和累计贡献率[22–23]。水稻部分营养性状在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养下总方差解释可得到保留主因子载荷矩阵[24]。通过因子分析(以特征值累积比例的临界值为 0.85 计算)以及载荷矩阵可知，在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养下皆可以确定主成分为 2 个，且累积贡献率分别为 93.78%和 93.46%。其中，在 NH_4^+-N 培养下，第 1 主成分的方差贡献率为 68.94%，第 2 主成分的方差贡献率为 24.83%，第 1 主成分主要由整株氮累积量、茎叶氮累积量、整株生物量、茎叶生物量、根系生物量、根系氮累积量决定，并呈现出较强的相关性，主要反映为植株的生物量及氮素累积量指标。而在 NO_3^--N 培养下，第 1 主成分的方差贡献率为 72.61%，第 2 主成分的方差贡献率为 20.85%，第 1 主成分主要由整株氮累积量、茎叶氮累积量、根系氮累积量、整株生物量、茎叶生物量、根系生物量决定，这与 NH_4^+-N 培养下的主成分决定情况极为相似。在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养下，第 2 主成分皆由氮含量决定。各主成分的贡献率说明在两种氮素培养下对水稻氮素吸收累积影响最大的是生物量、氮累积量指标(表 3, 4)。

2.3 不同氮素培养条件下水稻苗期氮效率综合值及热图分析

根据水稻苗期性状变异特征及氮素营养参数因子分析，确定整株生物量、茎叶生物量、根系生物量、茎叶氮累积量作为水稻苗期氮高效综合评价指标。将评价指标绝对值转化为相对值，通过复合运算得到不同水稻品种的氮效率综合值[25](表 5)。在 NH_4^+-N 培养条件下，水稻氮效率综合值的变幅为 0.21~1.14，均值为 0.51，其中‘丰两优’氮效率综合值

表 3　水稻营养性状在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养下总方差解释
Table 3　Total variance analysis of rice nutritive traits under different nitrogen conditions

参数 Parameter	NH_4^+-N		NO_3^--N	
	主成分 1 Principal component 1	主成分 2 Principal component 2	主成分 1 Principal component 1	主成分 2 Principal component 1
特征值 Eigenvalue	6.21	2.24	6.54	1.88
方差贡献率 Variance contribution rate	68.94	24.83	72.61	20.85
累积贡献率 Cumulative percentage	68.94	93.78	72.61	93.46

表 4　水稻营养性状在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养下保留主因子对应的载荷矩阵
Table 4　Factor loading matrix of principle components reserved of rice nutritive traits under different nitrogen conditions

特性参数 Parameter	NH_4^+-N		NO_3^--N	
	主成分 1 Principal component 1	主成分 2 Principal component 2	主成分 1 Principal component 1	主成分 2 Principal component 2
整株生物量 Whole plant biomass	0.92	−0.40	0.84	−0.54
茎叶生物量 Shoot biomass	0.92	−0.38	0.84	−0.52
根系生物量 Root biomass	0.88	−0.41	0.80	−0.56
整株氮含量 Whole plant nitrogen content	−0.18	0.98	−0.20	0.98
茎叶氮含量 Shoot N content	−0.07	0.93	−0.15	0.97
根系氮含量 Root N content	−0.29	0.90	−0.27	0.94
整株氮累积量 Whole plant N accumulation	0.97	−0.16	0.97	−0.15
茎叶氮累积量 Shoot N accumulation	0.95	−0.21	0.94	−0.16
根系氮累积量 Root N accumulation	0.88	0.24	0.84	−0.06

最小，为 0.21，‘两优 766’氮效率综合值最大，为 1.14。在 NO_3^--N 培养条件下，水稻性状指标变异系数范围为 0.22~1.12，均值为 0.48，其中‘镇稻 14 号’氮效率综合值最小，为 0.22，‘甬优 9 号’氮效率综合值最大，为 1.12。

利用 55 个水稻品种苗期的氮效率综合值进行热图(hierarchical heatmap)分析，用颜色变化直观地将数据值的大小表示出来，通过颜色的深浅梯度及相似程度来反映数据的相似性和差异性(图 1)。不同水稻品种在 NH_4^+-N 培养条件下的氮效率综合值普遍

表 5　水稻不同品种(系)在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养条件下氮效率综合值
Table 5　Integrated nitrogen use efficiency values of rice cultivars (lines) under different nitrogen conditions

品种(系)编号 No. of cultivar (line)	氮效率综合值 Integrated value of N efficiency		品种(系)编号 No. of cultivar (line)	氮效率综合值 Integrated value of N efficiency		品种(系)编号 No. of cultivar (line)	氮效率综合值 Integrated value of N efficiency		品种(系)编号 No. of cultivar (line)	氮效率综合值 Integrated value of N efficiency	
	NH_4^+-N	NO_3^--N		NH_4^+-N	NO_3^--N		NH_4^+-N	NO_3^--N		NH_4^+-N	NO_3^--N
1	0.25	0.25	15	0.26	0.24	29	0.70	0.59	43	0.75	0.79
2	0.24	0.23	16	0.24	0.24	30	0.40	0.46	44	0.67	0.66
3	0.25	0.26	17	0.25	0.23	31	0.44	0.40	45	0.92	1.03
4	0.29	0.27	18	0.38	0.38	32	0.49	0.55	46	1.14	0.86
5	0.28	0.24	19	0.38	0.34	33	0.52	0.47	47	0.89	0.65
6	0.26	0.24	20	0.28	0.29	34	0.67	0.53	48	1.01	1.00
7	0.26	0.27	21	0.26	0.26	35	0.64	0.63	49	0.84	0.68
8	0.21	0.24	22	0.32	0.30	36	0.71	0.51	50	0.51	0.44
9	0.25	0.27	23	0.25	0.28	37	0.48	0.42	51	0.67	0.63
10	0.25	0.26	24	0.24	0.22	38	0.52	0.55	52	0.64	0.88
11	0.28	0.31	25	0.29	0.30	39	0.73	0.70	53	0.81	0.51
12	0.27	0.23	26	0.27	0.31	40	0.54	0.54	54	0.78	0.63
13	0.28	0.24	27	0.85	0.87	41	0.88	1.02	55	1.05	0.97
14	0.27	0.26	28	0.71	0.80	42	1.08	1.12			

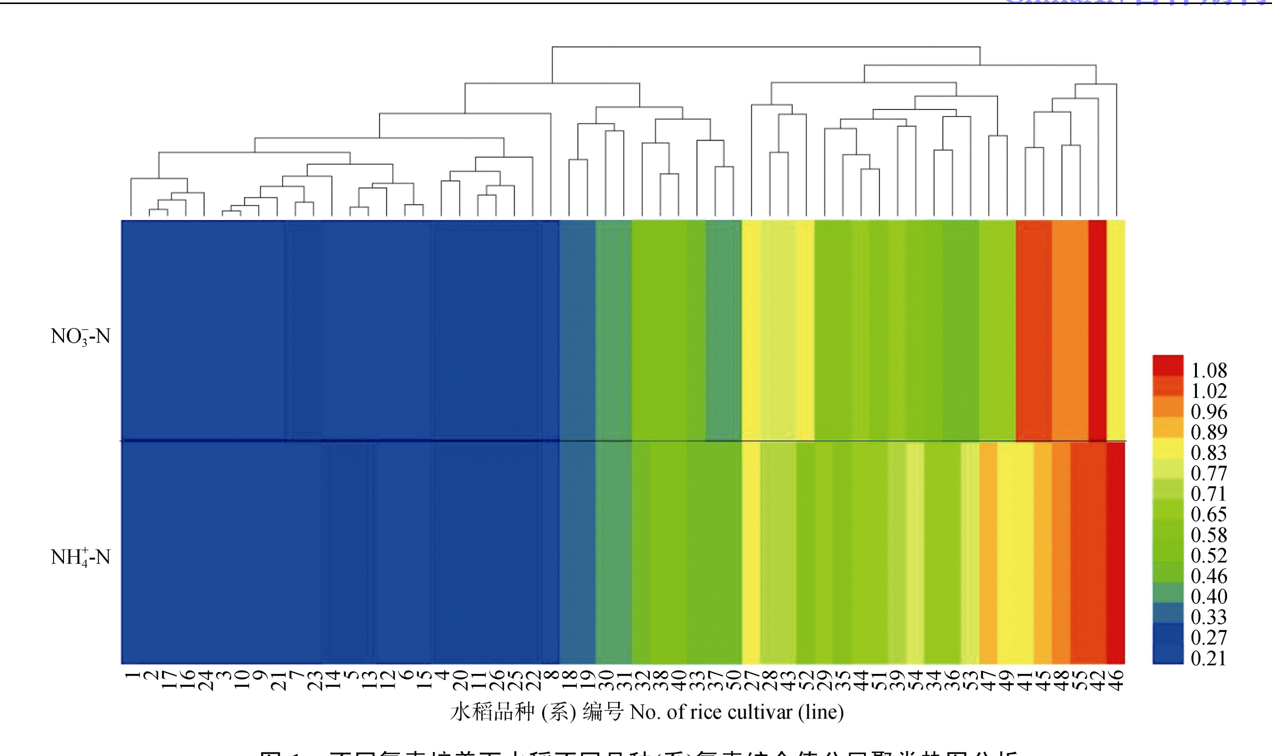


图 1　不同氮素培养下水稻不同品种(系)氮素综合值分层聚类热图分析

Fig. 1　Hierarchical clustering analysis of integrated nitrogen use efficiency values of rice cultivars (lines) under different nitrogen conditions

高于其在 NO$_3^-$-N 培养条件下氮效率综合值，‘丰两优’在 NH$_4^+$-N 和 NO$_3^-$-N 培养条件下平均氮效率综合值最小，分别为 0.21 和 0.24；‘甬优 9 号’在 NH$_4^+$-N 和 NO$_3^-$-N 培养条件下平均氮效率综合值最大，分别为 1.08 和 1.12。综合分析 NH$_4^+$-N 和 NO$_3^-$-N 培养条件下的氮效率综合值，通过欧氏距离法拟合聚类分析，将参试水稻品种分为 3 个类群。第 1 类群为氮高效型水稻品种：有 6 个品种，占 10.9%，其平均氮效率综合值范围为 0.95~1.10；第 2 类群氮中效型水稻品种：有 15 个品种，占 27.3%，其平均氮效率综合值范围为 0.60~0.86；第 3 类群氮低效型水稻品种：有 34 个品种，占 61.8，其平均氮效率综合值范围为 0.22~0.54。

3　讨论

筛选和培育氮高效水稻品种是提高氮素利用效率，减少氮素损失的重要途径。不同基因型水稻品种对氮素利用率存在显著的品种间差异[26−27]。根系构型是影响水稻氮素吸收的重要因素之一。研究表明，氮高效型水稻的根干重、根系体积、总吸收表面积、活跃吸收表面积和活跃吸收表面积比均显著或极显著大于氮低效型水稻。这可能是氮高效型水稻具有较强的发根能力，使氮高效型水稻整根干重和根系体积大于氮低效型水稻，提高了氮高效型水稻氮素的吸收能力[28]。不同基因型水稻品种的酶代谢活性也存在着显著差异[29−30]。水稻对氮素的吸收能力强，体内的氮含量高，硝酸还原酶活性也就相应较高，这有利于水稻体内氮素同化利用。本文的研究结果显示，在相同供氮水平下，55 个水稻品种的氮效率值存在明显差异，这可能与氮高效水稻品种具有更优良根系形态体系，能够吸收更多的氮，生产出更多的干物质量有关。

水稻氮素利用效率不仅与品种的遗传特性有关，同时也决定于氮素形态[31]。水稻是喜铵作物，在相同供氮水平下，铵态氮培养比硝态氮培养更能促进植株体内氮素的累积[17,32−33]。本文的结果表明，在单供 NH$_4^+$-N 的体系中，水稻的氮效率综合值要高于单供 NO$_3^-$-N 的体系，说明 NH$_4^+$-N 培养下的水稻具有优良的氮吸收累积能力。这可能因为，水稻在 NH$_4^+$-N 营养下根系细胞膜质子泵的活性比 NO$_3^-$-N 营养下高，具有更强的吸收氮素能力[34]。NH$_4^+$-N 进入植物体后，可在根细胞中很快同化，也可向地上部运输后在叶片进行同化。NH$_4^+$-N 进入植物细胞后与有机酸结合，形成氨基酸或酰胺，进而合成蛋白质。NO$_3^-$-N 在进入植物体后需被还原为 NH$_4^+$-N，同化为氨基酸和蛋白质，再参与水稻氮素代谢过程[35−36]。土壤中的微生物能利用水稻根系分泌的 O_2 将 NH$_4^+$-N 氧化成 NO$_3^-$-N，NO$_3^-$-N 的存在使得水稻处于铵硝混合营养中，可促进水稻对 NH$_4^+$-N 的吸收、胞内 NH$_4^+$-N 的累积及代谢，使水稻谷酰胺合成酶和硝

酸还原酶的活性增强, 促进水稻对 NH_4^+-N 的同化利用从而增加氮素在植株的积累同化[33]。

有关氮高效资源的评价与筛选研究, 多以水稻抽穗以后至产量形成为基础, 将产量视为氮高效评价和筛选的最直观指标, 但存在周期长、工作量大, 易受气候、土壤环境、病害等因素影响问题。Singh 等[37]研究表明, 水稻 75%的产量差异是由养分吸收效率造成的, 氮高效水稻品种基本保持着较高的吸收利用效率及氮素累积量。此外, 氮素利用效率与作物生育期有密切关系, 随着生育期的延长, 氮素利用效率呈增加趋势, 且与产量呈显著或极显著正相关关系[1]。溶液培养和田间试验结果的相关性分析表明, 溶液培养试验中植株苗期相对植株干重与田间试验中相对籽粒产量呈极显著正相关[38]。但是, 水稻移栽至抽穗期的氮素吸收比例仅占全生育期的 24%~32%, 可见水稻苗期的氮素利用效率只是整个生育期氮素效率的一部分。本文初步研究了不同氮素培养下水稻苗期的氮素吸收累积差异, 以期为水稻氮高效品种的筛选提供科学参考。本研究筛选的氮效率诊断指标和以此划分的氮高效、氮中效和氮低效型水稻品种的氮效率差异性状还有待于在田间试验中进行验证。

4 结论

在 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养下, 55 个水稻品种(系)氮素吸收利用各性状指标中以整株生物量、茎叶生物量、根生物量、根氮含量、茎叶氮累积量差异性最为显著。因子分析结果表明, 水稻的氮素吸收利用差异主要取决于植株的生物量及氮素累积量指标。综合水稻苗期氮素吸收累积变异特征及因子分析, 将整株生物量、茎叶生物量、根生物量、茎叶氮累积量作为水稻苗期氮高效综合评价指标。利用归一化变异系数作为权重的隶属函数综合评价方法, 基于氮效率综合值和拟合分层聚类热图, 初步认为‘广两优 3905’、‘甬优 9 号’、‘中籼 2503’、‘II 优 602’、‘两优 766’和‘深两优 1813’为两种氮素供应下的氮高效型品种。

参考文献 References

[1] 殷春渊, 张庆, 魏海燕, 等. 不同产量类型水稻基因型氮素吸收、利用效率的差异[J]. 中国农业科学, 2010, 43(1): 39–50
Yin C Y, Zhang Q, Wei H Y, et al. Differences in nitrogen absorption and use efficiency in rice genotypes with different yield performance[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(1): 39–50

[2] 胡雅杰, 朱大伟, 邢志鹏, 等. 改进施氮运筹对水稻产量和氮素吸收利用的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(1): 12–22
Hu Y J, Zhu D W, Xing Z P, et al. Modifying nitrogen fertilization ratio to increase the yield and nitrogen uptake of super japonica rice[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2015, 21(1): 12–22

[3] 赵首萍, 赵学强, 施卫明. 不同氮效率水稻品种苗期吸氮效率差异及其机理研究[J]. 土壤, 2006, 38(4): 400–409
Zhao S P, Zhao X Q, Shi W M. Differentiation of nitrogen uptake of rice seedlings (*Oryza sativa* L.) of cultivars different in nitrogen use efficiency and its mechanism[J]. Soils, 2006, 38(4): 400–409

[4] 戢林. 氮高效利用基因型水稻(*Oryza sativa*)氮素吸收分配特性研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2013: 1–107
Ji L. Nitrogen absorption and distribution characteristics of rice genotype (*Oryza sativa*) with high nitrogen utilization efficiency[D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2013: 1–107

[5] Yang J C, Du Y, Wu C F, et al. Growth and development characteristics of super-high-yielding mid-season japonica rice[J]. Frontiers of Agriculture in China, 2007, 1(2): 166–174

[6] 巨晓棠, 谷保静. 我国农田氮肥施用现状、问题及趋势[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(4): 783–795
Ju X T, Gu B J. Status-quo, problem and trend of nitrogen fertilization in China[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2014, 20(4): 783–795

[7] Chen X P, Cui Z L, Vitousek P M, et al. Integrated soil-crop system management for food security[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(16): 6399–6404

[8] 张晓果, 徐春梅, 陈松, 等. 氮利用效率差异水稻品种的根系铵离子吸收特性[J]. 中国农业科学, 2015, 48(22): 4428–4436
Zhang X G, Xu C M, Chen S, et al. Absorption characteristics of ammonium ion of roots in different nitrogen use efficiency rice varieties[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(22): 4428–4436

[9] Ladha J K, Kirk G J D, Bennett J, et al. Opportunities for increased nitrogen-use efficiency from improved lowland rice germplasm[J]. Field Crops Research, 1998, 56(1/2): 41–71

[10] Zhang H, Xue Y G, Wang Z Q, et al. Morphological and physiological traits of roots and their relationships with shoot growth in “super” rice[J]. Field Crops Research, 2009, 113(1): 31–40

[11] 程建峰, 戴廷波, 荆奇, 等. 不同水稻基因型的根系形态生理特性与高效氮素吸收[J]. 土壤学报, 2007, 44(2): 266–272
Cheng J F, Dai T B, Jing Q, et al. Root morphological and physiological characteristics in relation to nitrogen absorption efficiency in different rice genotypes[J]. Acta Pedologica Sinica, 2007, 44(2): 266–272

[12] 樊剑波, 沈其荣, 谭炯壮, 等. 不同氮效率水稻品种根系生理生态指标的差异[J]. 生态学报, 2009, 29(6): 3052–3058
Fan J B, Shen Q R, Tan J Z, et al. Difference of root physiological and ecological indices in rice cultivars with

different N use efficiency[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(6): 3052–3058

[13] Vijayalakshmi P, Vishnukiran T, Kumari B R, et al. Biochemical and physiological characterization for nitrogen use efficiency in aromatic rice genotypes[J]. Field Crops Research, 2015, 179: 132–143

[14] Xu G H, Fan X R, Miller A J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency[J]. Annual Review of Plant Biology, 2012, 63(3): 153–182

[15] 张亚丽, 樊剑波, 段英华, 等. 不同基因型水稻氮利用效率的差异及评价[J]. 土壤学报, 2008, 45(2): 267–273
Zhang Y L, Fan J B, Duan Y H, et al. Variation of nitrogen use efficiency of rice different in genotype and its evaluation[J]. Acta Pedologica Sinica, 2008, 45(2): 267–273

[16] 黄丽芬, 董芙蓉, 霍中洋, 等. 氮素水平对不同氮效率基因型水稻的物质生产与分配的影响[J]. 核农学报, 2012, 26(9): 1290–1297
Huang L F, Dong F R, Huo Z Y, et al. Effects of nitrogen levels on dry matter accumulation and distribution in rice genotype with different nitrogen use efficiencies[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2012, 26(9): 1290–1297

[17] 张辰明, 徐烨红, 赵海娟, 等. 不同氮形态对水稻苗期氮素吸收和根系生长的影响[J]. 南京农业大学学报, 2011, 34(3): 72–76
Zhang C M, Xu Y H, Zhao H J, et al. Effects of different nitrogen forms on nitrogen uptake and root growth of rice at the seedling stage[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2011, 34(3): 72–76

[18] 岳亚鹏, 李勇, 薛琳, 等. 不同供氮形态对旱作水稻生长和养分吸收的影响[J]. 中国水稻科学, 2008, 22(4): 405–410
Yue Y P, Li Y, Xue L, et al. Effects of different nitrogen forms on growth and nutrient absorption of rice under non-flooded cultivation[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2008, 22(4): 405–410

[19] 毛达如. 植物营养研究方法[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1994
Mao D R. The Methods of Plant Nutrition Research[M]. Beijing: Beijing Agricultural University Press, 1994

[20] 王贺正. 水稻抗旱性研究及其鉴定指标的筛选[D]. 成都: 四川农业大学, 2007
Wang H Z. Study on drought resistance and screening identification indexes of drought resistance in rice[D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2007

[21] 陈文荣, 曾玮玮, 李云霞, 等. 高丛蓝莓对干旱胁迫的生理响应及其抗旱性综合评价[J]. 园艺学报, 2012, 39(4): 637–646
Chen W R, Zeng W W, Li Y X, et al. The physiological responds of highbush blueberry to drought stress and the comprehensive evaluation on their drought resistance capacity[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2012, 39(4): 637–646

[22] 李强, 罗延宏, 谭杰, 等. 玉米杂交种苗期耐低氮指标的筛选与综合评价[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(10): 1190–1199
Li Q, Luo Y H, Tan J, et al. Indexes screening and comprehensive evaluation of low nitrogen tolerance of hybrid maize cultivars at seedling stage[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2014, 22(10): 1190–1199

[23] 徐艳霞, 李旭业, 杨伟光, 等. 基于主成分分析和聚类分析的玉米自交系芽苗期抗旱指标的研究[J]. 作物杂志, 2014(3): 54–57
Xu Y X, Li X Y, Yang W G, et al. Evaluation of drought resistance in maize seedling emergence stage using principal components analysis and cluster analysis[J]. Crops, 2014(3): 54–57

[24] 黄英, 张波, 武晓娟, 等. 基于主成分分析的绿豆沙加工用品种筛选[J]. 食品科学, 2012, 33(13): 104–107
Huang Y, Zhang B, Wu X J, et al. Variety screening for mung bean paste production based on principal component analysis[J]. Food Science, 2012, 33(13): 104–107

[25] 胡标林, 李霞, 万勇, 等. 东乡野生稻 BILs 群体耐低氮性表型性状指标筛选及其综合评价[J]. 应用生态学报, 2015, 26(8): 2346–2352
Hu B L, Li X, Wan Y, et al. Index screening and comprehensive evaluation of phenotypic traits of low nitrogen tolerance using BILs population derived from Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.)[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(8): 2346–2352

[26] 徐富贤, 熊洪, 谢戎, 等. 水稻氮素利用效率的研究进展及其动向[J]. 植物营养与肥料学报, 2009, 15(5): 1215–1225
Xu F X, Xiong H, Xie R, et al. Advance of rice fertilizer-nitrogen use efficiency[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2009, 15(5): 1215–1225

[27] 段英华, 张亚丽, 沈其荣, 等. 增硝营养对不同基因型水稻苗期氮素吸收同化的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(2): 160–165
Duan Y H, Zhang Y L, Shen Q R, et al. Effect of partial replacement of NH_4^+ by NO_3^- on nitrogen uptake and utilization by different genotypes of rice at the seedling stage[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2005, 11(2): 160–165

[28] 魏海燕, 张洪程, 张胜飞, 等. 不同氮利用效率水稻基因型的根系形态与生理指标的研究[J]. 作物学报, 2008, 34(3): 429–436
Wei H Y, Zhang H C, Zhang S F, et al. Root morphological and physiological characteristics in rice genotypes with different N use efficiencies[J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(3): 429–436

[29] Abreu M H, Pereira R, Buschmann A H, et al. Nitrogen uptake responses of *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss under combined and single addition of nitrate and ammonium[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2011, 407(2): 190–199

[30] 张亚丽, 沈其荣, 段英华. 不同氮素营养对水稻的生理效应[J]. 南京农业大学学报, 2004, 27(2): 130–135
Zhang Y L, Shen Q R, Duan Y H. Physiological effects of different nitrogen forms on rice[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2004, 27(2): 130–135

[31] 李素梅, 施卫明. 不同氮形态对两种基因型水稻根系形态及氮吸收效率的影响[J]. 土壤, 2007, 39(4): 589–593
Li S M, Shi W M. Effect of nitrogen form on root morphology

and nitrogen absorption efficiency of two cultivars of rice[J]. Soils, 2007, 39(4): 589–593

[32] Sun Y J, Ma J, Sun Y Y, et al. The effects of different water and nitrogen managements on yield and nitrogen use efficiency in hybrid rice of China[J]. Field Crops Research, 2012, 127: 85–98

[33] Samonte S O P, Wilson L T, Medley J C, et al. Nitrogen utilization efficiency: Relationships with grain yield, grain protein, and yield-related traits in rice[J]. Agronomy Journal, 2006, 98(1): 168–176

[34] 张亚丽, 董园园, 沈其荣, 等. 不同水稻品种对铵态氮和硝态氮吸收特性的研究[J]. 土壤学报, 2004, 41(6): 918–923
Zhang Y L, Dong Y Y, Shen Q R, et al. Characteristics of NH_4^+ and NO_3^- uptake by rice of different genotypes[J]. Acta Pedologica Sinica, 2004, 41(6): 918–923

[35] Hirel B, Limami A M. Prospects for improving nitrogen use efficiency: Insights given by ^{15}N-labelling experiments[J]. Phytochemistry Reviews, 2002, 2(1/2): 133–144

[36] 王松伟. 水稻幼苗质膜 H^+-ATPase 对铵硝营养的响应研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2008
Wang S W. Response of the plasma membrane H^+-ATPase of rice seedling to ammonium and nitrate nutrition[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2008

[37] Singh U, Ladha J K, Castillo E G, et al. Genotypic variation in nitrogen use efficiency in medium- and long-duration rice[J]. Field Crops Research, 1998, 58(1): 35–53

[38] 裴雪霞, 王姣爱, 党建友, 等. 耐低氮小麦基因型筛选指标的研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(1): 93–98
Pei X X, Wang J A, Dang J Y, et al. An approach to the screening index for low nitrogen tolerant wheat genotype[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2007, 13(1): 93–98